

УДК 593.953

АНАЛИЗ ТИПОВ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ МОРСКИХ ЕЖЕЙ КАК МЕТОД ОЦЕНКИ ПЕРСПЕКТИВНОСТИ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В АКВАКУЛЬТУРЕ

А. Г. Бажин, Д. М. Лоуренс*



Зав. лаб., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18

Тел., факс: (415-2) 41-27-01; 42-59-53

E-mail: bazhin@kamniro.ru

*Университет Южной Флориды, Отдел биологии, 4202 Флорида, 136 Тампа, США, 336205150

Тел., факс: 8139742549; 8139743263

E-mail: lawr@chuma.cas.usf.edu

ПРАВИЛЬНЫЕ МОРСКИЕ ЕЖИ, ТИПЫ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ, АКВАКУЛЬТУРА

Функциональные характеристики морских ежей могут быть использованы для оценки пригодности видов для аквакультуры. Наиболее важные функции могут быть разделены на две основных категории: продукция биомассы и поддержание жизнедеятельности (восстановление поврежденных и утраченных частей тела). Виды, обитающие в биотопах, которые или являются нестабильными по ряду физических факторов, или с высокой степенью хищничества и с высокой доступностью (обилием) пищи, должны иметь высокую продукцию и низкие траты на поддержание своей жизнедеятельности. Высокая продукция и умеренные траты на поддержание жизнедеятельности, а также высокий потенциал к фенотипической пластичности, должны встречаться у видов, обитающих в стабильных биотопах с низким прессом хищничества и высокой доступностью пищи. Виды, обитающие в стабильных биотопах или с низкой степенью хищничества и с низкой доступностью пищи, должны иметь низкую продукцию и высокие траты на поддержание жизнедеятельности. Рассматриваются морские ежи родов *Tripneustes*, *Strongylocentrotus* и *Arbacia*, как реализующие эти типы стратегий. При использовании продукции как основного критерия можно предположить, что виды в первой категории наиболее перспективны для использования в аквакультуре. Предлагается схема вариантов реализации типов жизненных стратегий видами рода *Strongylocentrotus* в различных условиях. Исторически использование некоторых видов морских ежей в качестве промысловых могло быть связано с высокой степенью их доступности и вкусовыми качествами и не обязательно указывает на пригодность для аквакультуры. Выявление функциональных особенностей видов может помочь в оценке перспективы использования морских ежей в аквакультуре.

ANALYSIS OF LIFE-HISTORY STRATEGIES AS A METHOD OF THE ASSESSMENT OF THE SEA URCHINS POTENTIAL FOR AQUACULTURE

A. G. Bazhin, J. M. Lawrence*

Head of the laboratory, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography

683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberejnaya, 18

Tel., fax: (415-2) 41-27-01; 42-59-53

E-mail: bazhin@kamniro.ru

*Department of Biology University of South Florida

4202 EAST FOWLER AVE, LIF 136 TAMPA, FL 336205150

Tel., fax: 8139742549; 8139743263

E-mail: lawr@chuma.cas.usf.edu

REGULAR SEA URCHINS, LIFE-HISTORY STRATEGIES, AQUACULTURE

Life history characteristics of sea urchins can be used to evaluate the potential of species for aquaculture. The important life history characteristics for this evaluation can be separated into those affecting production of biomass and maintenance. These result from three primary life history strategies. First, species in environments that are unstable or with high predation and with high food availability should have high production and low maintenance. Second, high production and moderate maintenance and a potential for phenotypic plasticity should occur in species in environments that are stable with low predation and high food availability. Third, those in environments that are stable or with low predation and with low food availability should have low production and high maintenance. *Tripneustes*, *Strongylocentrotus* and *Arbacia* are probable representative genera, respectively, of these life history strategies. Species in the first category would be most appropriate for aquaculture using production as the criterion. Scenario scheme of life history realization for *Strongylocentrotus* depending on different conditions is suggested. The consumption by humans of certain species of sea urchins in the past can be related to their accessibility and palatability, and does not necessarily indicate their suitability for aquaculture. Knowledge of life history characters can aid in the evaluation of sea-urchin species for aquaculture.

Несмотря на большое количество видов морских ежей, обитающих в прибрежных водах разных стран, в качестве промысловых употребляются лишь некоторые. На первый взгляд, не всегда оче-

видно, какие критерии использовались потребителями при выборе видов. В частности, при доступности и большом обилии прибрежного морского ежа *Tetrapygus niger* в Чили (Vasquez, Buschmann, 1997), он практически не используется в пищу местным населением. Основной причиной игнорирования этого вида, как оказалось, является отсутствие вкусовой привлекательности его гонад. Аналогичная ситуация наблюдается с морским ежом *Arbacia lixula* из того же семейства. Этот вид употребляется в пищу в средиземноморских странах только в некоторых районах, в то время как *Paracentrotus lividus* широко промышляется в данном регионе (Boudouresque, 1990).

Икра морских ежей сем. *Arbacia*, помимо своей вкусовой непривлекательности, имеет темно-фиолетовый цвет, в отличие от обычно желтой или оранжевой икры традиционных промысловых видов морских ежей, таких как *P. lividus* и стронгилоцентротиды.

Необычный цвет может сигнализировать о наличии продуктов вторичного метаболизма, предупреждающих потенциальных хищников о несъедобности или даже ядовитости потенциальной жертвы (Harvey, Greenwood, 1978). Характер подобного предупреждения является важным и для выметанных яиц, свободно плавающих в толще воды и уязвимых для хищников. Почему виды сем. *Arbacia* производят дополнительные энергетические траты, вырабатывая вторичные метаболиты, в то время как *P. lividus* и виды рода *Strongylocentrotus* не делают этого? Может ли данный специфический вид метаболизма быть связан с типом стратегии? И, если связан, может ли анализ стратегий быть важным в оценке перспективности видов морских ежей для использования в аквакультуре? Имеют ли стратегии свою основу в энергетических потребностях и тратах, которые могут быть использованы в понимании функциональных особенностей, необходимых для оценки их потенциала? В данной статье предлагается использовать некоторые основные видовые характеристики, связанные со стратегиями видов, полагая, что они могут быть вполне полезны для данной цели.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основной материал был собран в экспедициях Камчатского отдела Института биологии моря ДВО РАН, Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Камчатского отдела природопользования Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Камчатского отдела морской биологии и биотехнологии Тихоокеанского океанологического института ДВО РАН, Института биологии моря ДВО

РАН, на побережье Восточной Камчатки от м. Лопатка до б. Оссора, на Северных Курильских островах: о. Атласова, о. Шумшу, о. Парамушир, в Беринговом море: о. Беринга, о. Медный, зал. Олюторский, побережье Корякского нагорья, в Амурском заливе, заливе Посыет (Японское море), на о. Сахалин, с 1979 по 1991 гг.

Помимо собственных сборов, обработаны материалы ряда экспедиций из коллекций Зоологического института РАН, Института биологии моря ДВО РАН и Института океанологии РАН.

Всего за период исследования были просмотрены 29 293 образца с 916 станций. Из них обработано по видам: *S. pallidus* — 9627 образцов, *S. droebachiensis* — 5130, *S. polyacanthus* — 10799, *S. intermedius* — 2376, *S. nudus* — 1370 образцов.

При работе на глубине до 30–35 м использовали легководолазное снаряжение. Гидробиологические разрезы закладывали перпендикулярно береговой линии. Пробы отбирали с интервалом 2–5 м по глубине, проводя тотальный сбор животных, в пределах мерной рамки площадью 0,25 или 1 м². Рамки перекладывали на дне от трех до двадцати пяти раз, в зависимости от плотности поселений морских ежей. Минимальное суммарное число учетных особей составляло 30–35. На глубине 35–250 м пробы отбирали гребешковой драгой шириной захвата 3,5 м и дночерпателем «Океан-0,25». Выполнено 605 гидробиологических станций.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Энергетический баланс

Согласно второму закону термодинамики, живые системы должны использовать энергию для поддержания своей жизнедеятельности во времени (Bertalanffy, 1952). Как открытые системы, организмы делают это, получая энергию из окружающей среды и размещая ее в различные виды деятельности. Связь между полученной энергией и ее распределением выражена в уравнении баланса энергии (Ricker, 1968):

$$C - F = A + R + U + Pr + Ps,$$

где *C* — потребление, *F* — фекалии, *A* — адсорбция, *R* — дыхание, *U* — выделение, *Pr* — репродуктивная продукция, и *Ps* — соматическая продукция. Энергия, связанная с дыханием, тратится на анаболизм и поддержание жизнедеятельности. *Ps* используется на рост и восстановление скелетных структур для защиты тела. *Pr* и *Ps* вместе составляют общую продукцию или ассимиляцию. При расчете энергетического баланса используются единицы энергии (джоули). Другие единицы (масса) могут быть использованы для других целей, но

только единицы энергии позволяют проводить вычисление относительного, не абсолютного, распределения энергии на использование в различных функциях, рассмотрение которых является существенным для установления типов стратегий (Calow, Townsend, 1981).

Известны только немногочисленные попытки составления энергетического баланса для морских ежей, и все они не могут считаться полными. Например, в бюджете энергии для *Strongylocentrotus intermedius*, предложенном Фуджи (Fuji, 1967), недостает рассмотрения аспектов дыхания, а в энергетическом балансе *S. droebachiensis* М.В. Проппа (1977) явно не хватает аспектов потребления.

Типы стратегий

Выбор стратегии может быть связан с энергетическим балансом, лежащим в основе концепции стратегии (Ebert, 1982). В энергетической системе организма существуют различные варианты переключения путей энергетических трат: на соматический рост, гонадную продукцию и на выживание, причем при поступлении ее на поддержание одной функции энергия становится не доступна для других функций (Calow, 1984).

Жизненные стратегии отражают, как эти характеристики изменяются, чтобы увеличить соответствие окружающей среде (Stearns, 1992). Взаимодействие этих характеристик четко выражено в уравнении Эулер-Лотка (Calow, 1964):

$$1 = \sum e^{-r} s_n,$$

где r — параметр Мальтуса (скорость экспоненциального роста), t — время до наступления половозрелости, функция соматической продукции; s — выживание, функция поддержания жизнедеятельности (восстановление поврежденных и утраченных частей тела) и защиты организма; и p — плодовитость, функция гонадной продукции. Соответствие организма окружающей среде увеличивается при увеличении s и p и при уменьшении t .

Грайм (Grime, 1977) связал стратегии жизни с двумя внешними факторами, которые ограничивают энергию индивидуума. Первый — это воздействие стресса, который ограничивает продукцию биомассы. Он включает в себя слабую доступность пищи, низкую способность к питанию и субоптимальные абиотические условия. Другой фактор — нарушение, приводящее к потере биомассы. Обычно это воздействие, определяемое хищничеством или влиянием летальных абиотических факторов. Виды, которые испытывают высокую степень нарушения — рудеральные виды, очевидно, будут иметь низкую степень выживаемости s , высокую скорость роста (незначительное время до

наступления половозрелости t) и высокую плодовитость p . Эти виды расходуют незначительное количество энергии на поддержание и защиту тела, поскольку большая часть энергии используется на рост и воспроизводство. Виды, которые испытывают высокую степень стресса, стресс-толерантные виды, очевидно, имеют высокую степень выживаемости, низкую плодовитость и низкую скорость роста. Эти виды расходуют много энергии на поддержание жизнедеятельности или защиту, поскольку она не используется на рост и воспроизводство. Это увеличивает вероятность выживания этих видов длительное время, достаточное для успешного воспроизводства. Виды, которые испытывают незначительную степень нарушения и стресса, виды-конкуренты, используют энергию для обеспечения всех функций.

Эти три первичных типа стратегий встречаются при экстремальных уровнях стресса и нарушения. Очевидно, что вторичные типы стратегий реализуются видами при промежуточном уровне внешних факторов.

Типы стратегий и перспективность видов морских ежей для аквакультуры

Если в качестве основного критерия использовать уровень продукции, то виды морских ежей, наиболее пригодные для аквакультуры, должны иметь самое короткое время до наступления половозрелости (высокую скорость роста), самую высокую плодовитость и самую низкую степень выживаемости. Они не должны расходовать много энергии на поддержание жизнедеятельности или защиту тела. С другой стороны, виды, вкладывающие энергию в поддержание жизнедеятельности, оказываются способны лучше противостоять стрессовому воздействию. Д. Лоуренс (Lawrence, 1990) определил специфические типы жизненных стратегий различных видов морских ежей. Возникает вопрос, можно ли использовать эти характеристики для оценки перспективности видов морских ежей для аквакультуры?

Выбор определенного вида для использования в аквакультуре может диктоваться двумя требованиями — доступностью вида или соответствием его набору специфических критериев. Доступность вида является весьма существенным доводом, но пример с *Tetrapygus niger* показывает, что этого не достаточно. Очевидно, что различные функциональные характеристики связаны с различными типами стратегий видов морских ежей (табл. 1). Виды должны иметь набор определенных характеристик, присущих определенному типу реализуемой стратегии. К примеру, такие виды как

Таблица 1. Предполагаемые функциональные характеристики, связанные с различными типами стратегий видов морских ежей

Стратегия	Конкуренты	Стресс-толеранты	Рудералы
Функциональные характеристики			
Темп роста	Высокий	Низкий	Очень высокий
Продолжительность жизни	Большая	Очень большая	Небольшая
Время до наступления половозрелости	Короткое	Большое	Очень короткое
Особенности скелета			
Прочность панциря и игл	Относительно прочные	Очень прочные	Непрочные
Воспроизводство			
Репродуктивные усилия	Высокие	Низкие	Очень высокие
Фенология воспроизводства	После периода максимального питания	Без определенной связи с питанием	В начале онтогенеза
Частота размножения	Обычно каждый год	Прерывисто	Каждый год
Физиология			
Влияние недостатка пищи на рост	Значительное	Незначительное	Очень сильное
Устойчивость к голоданию	Умеренная	Высокая	Низкая
Интенсивность дыхания	Высокая	Низкая	Очень высокая
Способность к потреблению пищи	Высокая	Низкая	Очень высокая
Устойчивость к абиотическому стрессу, включая загрязнение	Высокая	Очень высокая	Низкая
Вторичный метаболизм			
Вкусовые качества	Различные	Низкие	Очень высокие
Фенотипическая пластичность	Высокая	Низкая	Умеренная

Tripneustes ventricosus, обитающие в биотопах, подверженных большому уровню нарушений, но с высоким обилием пищи, очевидно, будут иметь высокую скорость роста, высокие репродуктивные усилия, высокий уровень метаболизма, незначительные энергетические траты на поддержание жизнедеятельности и короткую продолжительность жизни. Следует рассмотреть, действительно ли эти характеристики свидетельствуют о пригодности видов морских ежей для аквакультуры.

Скорость роста

Эберт (Ebert, 1975, 1982) разделил виды морских ежей в соответствии с их темпом роста, делая вывод, что такие виды, как *Strongylocentrotus droebachiensis* растут медленнее, чем *Tripneustes ventricosus* и *Lytechinus variegatus*. Сравнение видов может быть сделано лучше всего, если особи питаются одной пищей при прочих равных условиях. Молодь *Echinometra mathaei*, *Diadema setosum* и *Tripneustes gratilla*, при содержании в одном аквариуме, кормили водорослями. Результаты показали существенную разницу в темпах роста (табл. 2). Размер панциря особей, достигших возраста один год, также указывает на значительную видоспецифичную вариабельность в скорости роста (табл. 3). Определение темпа роста молодежи является важным моментом, поскольку этот показатель связан с временем наступления половозрелости (табл. 4).

Хотя результаты этих исследований весьма показательны в различиях темпов роста между

Таблица 2. Рост (сырая масса тела, мг) морских ежей, содержащихся в аквариуме г. Эйлат, Израиль (Lawtence, 2007)

Дата измерения	Виды	<i>Echinometra mathaei</i>	<i>Diadema setosum</i>	<i>Tripneustes gratilla</i>
23 октября 1969 г.		118 ± 12	142 ± 23	246 ± 92
22 апреля 1970 г.		1175 ± 92	4235 ± 364	25 454 ± 3207
Прирост с октября по апрель, %		9,9	29,7	103,4

видами, они не дают информации о продукции в единицах энергии. Так, измерение темпов роста у видов, имеющих массивную стенку тела и содержащую большое количество карбоната кальция, даст завышенные результаты по продукции; кроме того, увеличение объема имеет следствием увеличение общей массы тела, связанное, однако, с увеличением количества целомической жидкости, а не с продукцией.

Тем не менее, приведенные данные свидетельствуют о значительных функциональных различиях, которые, как предполагается, непосредственно связаны с различными типами стратегий.

Продолжительность жизни

Т. Эберт (Ebert, 1975, 1982) обнаружил различия в продолжительности жизни видов морских ежей и общую отрицательную корреляцию со скоростью их роста. Используя литературные данные, этот автор (Ebert, 1975) показал большую продолжительность

Таблица 3. Размер (диаметр панциря, мм) различных видов морских ежей в возрасте 1 год

Виды	Размер, мм	Автор
Поп. Diadematoidea Сем. Diademataidae		
<i>Diadema antillarum</i>	40	Lewis, 1966
<i>Diadema setosum</i> *	45	Drummond, 1993
Поп. Phymosomatidae Сем. Stomechinidae		
<i>Stomopneustes variolaris</i>	15	Drummond, 1993
Поп. Temnopleuroidea Сем. Тохорнеустиде		
<i>Lytechmus variegatus</i> *	50	Moore et al., 1963
«	50	Allain, 1975
«	50–70	Oliver, 1987
<i>Tripneustes gratilla</i> *	50	Shokita et al., 1991
«	70	Dafni, 1992
«	40	Maharavo, 1993
<i>Tripneustes ventricosus</i> *	80–90	Lewis, 1958
Поп. Echinoidea Сем. Echinidae		
<i>Echinus esculentus</i> *	35	Comely, Ansell, 1988
«	15	Gage, 1992
<i>Loxechmus albus</i> *	35	Bustos et al., 1991
«	20	Gebauer, Moreno, 1995
<i>Paracentrotus lividus</i> *	7–15	Cellano, Fenaux, 1990
«	12	Brias, LeGall (Leighton, 1995)
«	8–11	Willis (Leighton, 1995)
«	5–16	Leighton, 1995
«	8	Jangoux (персональное сообщение)
«	20	Shpigel (персональное сообщение)
Сем. Echinometridae		
<i>Echinometra mathaei</i>	25	Drummond, 1993
Сем. Strongylocentrotidae		
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> *	10–15	Miller, Mann, 1973
«	15	Fletcher et al., 1974
«	15–20	Sivertsen, Hopkins, 1995
«	5	Meidel, Scheibling, 1998
<i>S. franciscanus</i> *	20	Bernar, Miller 1973
«	13	Ebert, Russell 1993
<i>S. intermedius</i> *	15	Fuji, 1960
«	<10	Kawamura, 1964
«	18	Taki, 1986
<i>S. nudus</i> *	30	Fuji, 1960
«	16	Kawamura, 1966
<i>S. purpuratus</i> *	18	Kenner, 1992

* — Виды, представляющие промысловый интерес

жизни *Echinus esculentus*, *Strongylocentrotus purpuratus* и *Strongylocentrotus franciscanus*, чем таковую *Lytechinus anamesus*, *Diadema antillarum*, и *Tripneustes ventricosus*. Результаты его исследо-

ваний (Ebert, 1982) показали, что *Tripneustes gratilla*, по существу, — однолетний вид, имеющий продолжительность жизни около одного года, в то время как виды типа *Heterocentrotus mammillatus* и *Heliodaridaris erythrogramma* имеют вероятность ежегодного выживания более чем 0,9. Литературные источники свидетельствуют о значительной разнице между видами в продолжительности жизни (табл. 5). Даже довольно длительные сроки продолжительности жизни, приведенные для видов сем. Strongylocentrotidae, по-видимому, являются заниженными, исходя из данных Т. Эберта (Ebert, 1988), свидетельствующих о продолжительности жизни *Strongylocentrotus franciscanus* в 100 и более лет. Другие авторы (Russell et al., 1998) получили близкие значения продолжительности жизни для *Strongylocentrotus droebachiensis* в зал. Мэн и сделали вывод, что данный вид растет медленно и является долгоживущим.

Воспроизводство

Под термином «гонадная продукция» обычно понимают репродуктивный выход (различие между максимальным и минимальным гонадным индексом), а не репродуктивные усилия (относительное количество поглощенной или адсорбированной энергии, использованной для гонадной продукции) (Lawrence, 1985, 1987). Хотя измерение количества гонадной продукции является важным моментом для понимания репродуктивного потенциала, для оценки типа стратегии необходимо определение именно относительного распределения энергии на гонадную продукцию. Таким образом, более существенным для практического использования в аквакультуре является анализ репродуктивных усилий вида.

Вид, использующий большую часть потребленной пищи на поддержание своей жизнедеятельности, будет иметь низкую эффективность ассимиляции. Хотя стресс-толерантные виды способны продуцировать крупные гонады, по эффективности они будут уступать таковым рудеральных видов. Таким образом, хотя в литературе существуют многочисленные данные о гонадной продукции разных видов, они не могут быть применены для оценки эффективности репродуктивных усилий.

Скелетные структуры

Т. Эберт (Ebert, 1982) обнаружил, что развитие скелета (панциря и игл) и гидродинамическая экспозиция различных видов морских ежей варьируют независимо и, с другой сторо-

Таблица 4. Возраст (месяцы) и размер (диаметр панциря, мм) наступления половозрелости видов морских ежей

Вид	Возраст	Размер	Литературный источник
Поп. Diadematoidea Сем. Diadematidae			
<i>Diadema setosum</i>	6	—	Drummond, 1993
Поп. Phymostomatidae Сем. Stomechinidae			
<i>Stomopneustes variolaris</i>	18–24	—	Drummond, 1993
«	—	27	Drummond, 1991
Поп. Arbacioidea Сем. Arbaciidae			
<i>Arbacia punctulata</i>	—	10–60	Harvey, 1956
Поп. Temnopleuroidea Сем. Тохорнеустиды			
<i>Tripneustes gratilla</i> *	16	60–70	Shokita et al., 1991
«	9	40	Dafm, Tobol, 1986, 1987
«	10	50	Maharavo, 1993
<i>T. ventricosus</i> *	8	20–30	Lewis, 1958
«	—	30–45	McPherson, 1965
<i>Lytechinus variegatus</i> *	12	40–50	Moore et al., 1963
Поп. Echinoida Сем. Echinidae			
<i>Echinus esculentus</i> *	18–30	94–166	Nichols et al., 1985
<i>Loxechinus albus</i> *	24	42	Guisado (перс. сообщение)
<i>Paracentrotus lividus</i> *	—	15–20	Jangoux (перс. сообщение)
Сем. Echinometridae			
<i>Evechinus chloroticus</i> *	18–30	30–50	Dix, 1970
«	<50–65	—	McShane et al., 1996; McShane, Anderson, 1997
<i>Echinometra mathaei</i>	—	12	Drummond, 1993
Сем. Strongylocentrotidae			
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> *	40	29	Sivertsen, Hopkins, 1995
<i>S. franciscanus</i> *	24	30	Bernard, Miller, 1973
«	—	40	McBride (перс. сообщение)
<i>S. intermedius</i> *	24	15–35	Kawamura, Taki, 1965; Kawamura, 1973
«	18	20–30	Fuji, 1960, 1967
<i>S. nudus</i> *	—	15	Fuji, 1960
«	—	30–40	Agatsuma, 1997
<i>S. purpuratus</i> *	12	25	Gonor, 1972
«	—	16	Kenner, Lares, 1991

* — Виды, представляющие экономический интерес; — — нет данных

ны, связаны с фактором выживания (табл. 6). При равных гидродинамических условиях в биотопах выживание было непосредственно связано с массой стенки тела. При сходных значениях масс стенки тела, выживание было непосредственно связано со степенью прибойности местообитания. А. Драммонд (Drummond, 1993) также нашел прямую корреляцию между массой стенки тела и воздействием прибоя на трех видов морских ежей. Исследования, проведенные в морях России, показали статистически достоверную корреляцию между факто-

рами среды, такими как глубина обитания и степень прибойности, и морфологическими характеристиками морских ежей р. *Strongylocentrotus* — формой, толщиной и максимальным диаметром панциря, а также характером игольного покрова (Бажин, Степанов, 2002). Размещение ресурсов на структурную защиту является характерной чертой видов с низким продукционным потенциалом. Как следствие, эти виды имеют низкие темпы роста и уровень репродукции и высокие траты энергии на поддержание жизнедеятельности.

Таблица 5. Продолжительность жизни (годы) у разных видов морских ежей

Вид	Продолжительность	Литературный источник
Пор. Diadematoidea Сем. Diadematidae		
<i>Diadema setosum</i>	3–5	Drummond, 1993
Пор. Phymosomatoidea Сем. Stomechinidae		
<i>Stomopneustes variolaris</i>	15–20	Drummond, 1993
Пор. Temnopleuridae Сем. Тохорнеустиде		
<i>Lytechinus variegatus*</i>	9	Moore et al., 1963
«	2–3	Allain, 1975
<i>Tripneustes gratilla*</i>	1	Ebert, 1982
«	1 – не- сколько	Dafni, Tobol, 1986, 1987
«	8	Maharavo, 1993
Пор. Echinoidea Сем. Echinidae		
<i>Echinus esculentus*</i>	12	Nichols et al., 1985
«	>9	Comely, Ansell, 1988
«	6–10	Gage, 1992
<i>Paracentrotus lividus*</i>	>10	Allain, 1978
«	>14	Delmas, 1992
Сем. Echinometridae		
<i>Evechinus chloroticus*</i>	>15	Dix, 1972
<i>Echinometra mathaei</i>	8–10	Drummond, 1993
Сем. Strongylocentrotidae		
<i>Strongylocentrotus droebachiensis*</i>	8	Propp, 1977
«	10–12	Sivertsen, Hopkins, 1995
«	>50	Russell et al., 1998
<i>S. franciscanus*</i>	18	Breen, Adkins, 1976
«	12	Ebert, Russell, 1993
«	>100	Ebert, 1998
<i>S. intermedius*</i>	7–10	Taki, 1986
«		
<i>S. nudus*</i>	>10	Agatsuma, 1997

* — Виды, представляющие промысловый интерес

Способность к потреблению пищи

Т. Эберт (Ebert, 1975), проанализировав литературные данные, сделал вывод, что вариабельность в темпах питания не связана с различиями в скорости роста и выживании видов морских ежей. Это довольно неожиданный вывод, поскольку все энергетические траты в правой стороне уравнения энергетического баланса зависят от количества потребленной энергии. Особенности, которые увеличивают способность добывать и всасывать пищу более высокого качества, по-видимому, наиболее сильно развиты у видов, реализующих рудеральную или конкурентную стратегии.

Таблица 6. Интерсепт (отрезок, отсекаемый на координатной оси) аллометрического отношения между сырой массой стенки тела и общей сырой массой тела видов морских ежей

Виды	Интерсепт	Степень прибойности	Литературный источник
<i>Heterocentrotus mammilatus</i>	0,919	4	Ebert, 1982
<i>Colobocentrotus atratus</i>	0,788	1	Ebert, 1982
<i>Stomopneustes variolaris</i>	0,718	–	Drummond, 1993
<i>Echinometra mathaei</i>	0,672	3	Ebert, 1982
«	0,607		Drummond, 1993
<i>Diadema savignyi</i>	0,516		Drummond, 1993
<i>Echmoxrix diadema</i>	0,570	4	Ebert, 1982
<i>Strongylocentrotus purpuratus*</i>	0,559	7	Ebert, 1982
<i>Heliocidaris erythrogramma*</i>	0,537	5	Ebert, 1982
<i>Strongylocentrotus franciscanus*</i>	0,530	7	Ebert, 1982
<i>Lytechinus anamesus*</i>	0,502	8	Ebert, 1982
<i>Tripneustes gratilla*</i>	0,398	4	Ebert, 1982

* — Виды, представляющие промысловый интерес; 1 — наибольшая степень прибойности; 8 — наименьшая степень прибойности

Способность использовать такой источник пищи как обрывки водорослей, уменьшает или даже устраняет зависимость морских ежей от продукции *in situ*. *Tetrapygyus niger*, к примеру, обнаруживает наиболее высокие темпы питания при использовании инкрустирующих водорослей, в то время как *L. albus* наиболее эффективно питается дрейфовыми водорослями (Contreras, Castilla, 1987). *L. albus* имеет обилие амбулакральных ножек с большими присосками, в то время как таковые *T. niger* менее многочисленны и имеют минимальный размер присосок. Аристотелев фонарь *Tetrapygyus niger* по размеру больше, чем таковой у *L. albus*, что непосредственно связано с пасущимся типом его пищевого поведения. На побережье Средиземноморья *Paracentrotus lividus* использует в пищу как прикрепленные, так и дрейфующие водоросли, другой вид — *Arbacia lixula* — питается инкрустирующими водорослями, а также пасется в куртинах макроводорослей (Frantzis et al., 1988). Темпы питания *Lytechinus variegatus* выше, чем у *Arbacia punctulata* (Hill, 1998). Вероятно, именно найденное различие между другими пасущимися и чисто растительными видами ответственно за больший выход продукции у *P. lividus*, *Tripneustes* spp. и *Strongylocentrotus* spp.

На темпы питания оказывают воздействие температура, размер тела, физиологическое и репродук-

тивное состояние особи и даже вид пищи (Klinger, 1982). Наилучший сравнительный материал может быть получен при изучении разных видов в одинаковых условиях, как выполнено С. Контрерасом и Д. Кастиллою (Contreras, Castilla, 1987). Фенотипическая изменчивость Аристотелева фонаря — обратная зависимость между обилием пищи и его относительными размерами — была обнаружена у *Paracentrotus lividus* (Regis, 1978), *Diadema setosum* (Ebert, 1980), *Echinometra mathaei* (Black et al., 1982, 1984), *Strongylocentrotus purpuratus* (Ebert, 1982) и *Diadema antillarum* (Levitan, 1991). С другой стороны, подобной фенотипической изменчивости Аристотелева фонаря не было обнаружено у *Strongylocentrotus franciscanus* (Ebert, Russel, 1993), *Tetrapyrgus niger* (Lawrence et al., 1996) и *Strongylocentrotus droebachiensis* (Lawrence et al., 1998). Т. Эберт и М. Рассел (Ebert, Russel, 1993) предположили, что отсутствие вышеописанного типа морфологической изменчивости у *Strongylocentrotus franciscanus* может определяться более жесткой программой развития, чем у других видов. Другое объяснение предложил Д. Лоуренс с соавторами (Lawrence et al., 1996) для *Tetrapyrgus niger*. По их мнению, отсутствие данной изменчивости Аристотелева фонаря является характерной для стресс-толерантных видов и обусловлено более жестким контролем размеров тела.

Дыхание и обмен веществ

Анализ дыхания и обмена веществ является сложной проблемой, поскольку эти процессы вовлечены и в продукцию (анаболизм) и в поддержание жизнедеятельности (восстановление поврежденных и утраченных частей тела). Можно предположить, что у рудеральных видов преобладающая часть ресурсов расходуется на процесс анаболизма, тогда как у стресс-толерантных видов — на поддержание жизнедеятельности. Однако данные различия в путях размещения ресурсов не отражаются на общем энергетическом балансе.

Расчет связанной с дыханием энергии, так же как и темпов роста, на основе методики измерения сырой или сухой массы, может ввести в заблуждение, поскольку оба этих подхода не используют метаболически активную ткань. Использование общего количества органического вещества или общего количества белка также полностью не устраняет проблему расчета энергии, так как эти методы включают метаболически бездействующие органические соединения.

Более адекватным методом для этой цели представляется метод измерения концентрации ДНК.

Исходя из присущей каждому виду интенсивности обмена веществ, наиболее показательным может оказаться метод измерения активности метаболических ферментов.

Действительно, специфическая активность гликолитических и гексозомонофосфат-шунтирующих ферментов была самая высокая у *Lytechinus variegatus*, промежуточная — у *Echinometra lucunter*, самая низкая — у *Arbacia lixula* (Bianconcini et al., 1980), как и можно было ожидать, исходя из других характеристик этих видов.

Высокая степень устойчивости к голоданию может рассматриваться как признак низкой интенсивности основного обмена веществ. Например, было предсказано a priori, что степень устойчивости к голоданию у особей *Lytechinus variegatus* будет минимальной, у *Echinometra lucunter* — промежуточной, и у *Eucidaris tribuloides* — максимальной. Особи были помещены в один аквариум с замкнутой системой циркуляции морской воды без источника пищи. Результаты эксперимента полностью подтвердили прогнозируемые различия в способности видов выдерживать голодание (рис. 1).

Вкусовые качества (съедобность)

Выметанные в процессе нереста яйцеклетки морских ежей весьма уязвимы к воздействию хищников. Одним из эффективных средств предотвращения хищничества посредством снижения съедобности особи является выработка вторичных метаболитов. Однако само по себе приобретение свойства «несъедобности» недостаточно, если это не приводит к соответствующим результатам. Р. Фишер (Fisher, 1958) предположил, что если один или несколько потомков одной пары изъяты хищником из большого скопления особей, и при этом хищник приобрел опыт избегать других по-

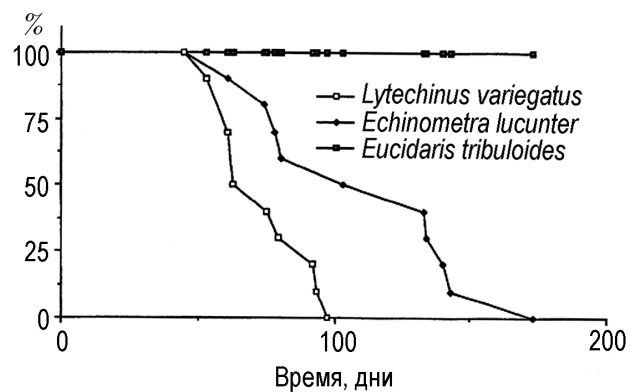


Рис. 1. Время со дня поимки до наступления смерти вследствие голодания *Lytechinus variegatus*, *Echinometra lucunter* и *Eucidaris tribuloides*. По оси ординат — доля выживших особей (Lawrence, Lares, неопубл.)

томков, то в процессе отбора частота гена, отвечающего за свойство несъедобности, будет увеличиваться в данном скоплении. В процессе поимки важно, чтобы хищник мог различать непригодные для питания объекты. Если принять во внимание, что ядовитые или несъедобные насекомые часто окрашены в яркие цвета, то вполне вероятно, что непригодность яиц морских ежей сем. *Arbaciidae* в качестве пищи обуславливается содержащимся в них фиолетовым эхинохромом полигидрооксинафтохиноном (McClendon, 1912). Концентрация этого эхинохрома в яйцах *Arbacia punctulata* достигает 0,58 г/100 мл (Ball, Cooper, 1949).

Такой тип реакции, как можно объяснить, является показательным для стресс-толерантных видов, плодовитость которых ограничена. Иными словами, подобный механизм увеличивает вероятность выживания потомства.

Пластичность в реализации стратегий

Судя по относительно большой продолжительности жизни (Ebert, 1975; Sivertsen, Hopkins, 1995; Russell et al., 1998; Ebert, 1998) и относительно низкой скорости роста (Fuji, 1960; Ebert, 1975, 1982; Sivertsen, Hopkins, 1995; и др.), стронгилоцентротиды в условиях наиболее типичных местообитаний, которые чаще всего характеризуются как оптимальные, реализуют первичный конкурентный тип стратегии (табл. 1). В этих условиях виды расходуют ресурсы равномерно на три базовые функции: поддержание, рост, воспроизводство. Наиболее ярким примером, демонстрирующим пластичность в реализации типов жизненных стратегий в различных условиях, является *Strongylocentrotus droebachiensis*. Он проявляет разнообразие адаптационных возможностей широко распространенного вида, типично обитающего в верхних горизонтах сублиторали, где факторы среды варьируют в широком диапазоне в зависимости от широтного расположения биотопа (Бажин, 1995, 2002, 2005; Бажин, Степанов, 2002). При заселении границ биотопов или границ своего ареала (где доминируют субоптимальные условия среды) этот вид подвергается стрессу абиотического характера (табл. 7). В этом случае он проявляет черты стресс-толерантного вида, направляя основные энергетические траты на поддержание жизнедеятельности. При этом у данного вида снижается (иногда до негативного) скорость роста (Himmelman, 1986), а продукция гонад сводится почти к нулю. Аналогичным образом вид реализует свои жизненные функции при обитании в так называемых «ежиных пустошах», где при благоприятных условиях оседания и низ-

ком прессе хищничества длительное время поддерживается высокая плотность особей (до 200–400 экз./м²). Вследствие этого наблюдается острая нехватка пищевых ресурсов и, уже как результат напряженной пищевой конкуренции, среди особей морских ежей *S. droebachiensis* возникает явление каннибализма.

При воздействии достаточно сильного пресса хищничества или промышленного изъятия и при отсутствии других негативных факторов происходит переключение размещения ресурсов полностью на рост и размножение. В условиях обилия пищи животные переходят к пассивному типу питания «сиди и жди». Увеличение темпов роста и гонадной продукции в этих условиях дает право обозначить данный тип стратегии как конкурентно-рудеральную.

Этот эврибионтный вид способен заселять районы с пониженной соленостью, подверженные загрязнению или эвтрофикации, где реализует вторичную конкурентно-стресс-толерантную стратегию (табл. 7).

Аналогично *S. droebachiensis*, другие виды этого рода вполне вписываются в предложенную схему реализации функциональных особенностей при обитании в различных биотопах. Некоторая специфичность этих видов заключается в меньшем спектре условий среды и воздействующих на них экологических факторов в отличие от эвриотного *S. droebachiensis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрение видов морских ежей показывает, что они имеют набор скоординированных характеристик, которые могут быть связаны с различными типами жизненных стратегий. Эти стратегии могут быть интерпретированы на основе энергетического баланса, который свидетельствует об относительном размещении ресурсов в различные функции. Эти данные, естественно, нельзя считать заключительными, во многих случаях они просто недоступны. Нельзя ожидать, что все характеристики недвусмысленно укажут определенный тип жизненной стратегии. Не только характеристики могут взаимодействовать сложными путями, но и сами виды могут иметь вторичные жизненные стратегии, связанные с биотопами, которые отличаются по степени стресса и нарушения и приводят к проявлению промежуточных уровней этих характеристик. Необходимо учитывать, что у некоторых видов встречается фенотипическая изменчивость, которая затрудняет интерпретацию; особенно это касается конкурентных видов.

Таблица 7. Типы первичных и вторичных стратегий и связанные с ними функциональные характеристики, реализуемые морскими ежами р. *Strongylocentrotus* в различных местообитаниях северо-западной части Тихого океана. Модифицировано из: Lawgense, Bazhin, 1995

Условия среды	Оптимальные				Субоптимальные			
	Отсутствие стресса и нарушений	Биотический стресс	Биотический и абиотический стресс	Абиотический стресс: смертность молодежи или отсутствие условий для оседания	Биотическое нарушение: смертность крупных особей	Биотическое нарушение: смертность мелких особей	Абиотическое нарушение: смертность мелких особей	Абиотическое нарушение: смертность мелких особей
Характеристика местообитания	Обилие пищи и низкий пресс хищничества	«Ежияя пустошь»	Граница биотопа, ареала	Пониженная сольеность, загрязненный или эфтрофицированный район	Высокий пресс хищничества каланов или промысла	Высокий пресс мелких хищников	Периодический сброс талых или загрязненных вод	
Соленость	+	+	+	-	+	+	±	
Температура	+	+	±	-	+	+	±	
Гидродинамика	+	+	±	+	+	+	+	
Субстрат	+	+	±	±	+	+	+	
Пища	+	-	-	+	+	+	+	
Хищничество	+	+	+	+	-	-	+	
Конкуренция	+	-	+	+	+	+	+	
Преобладающий тип стратегии (по Грайму)	Конкурентная (C)	Стресс толерантная (S)	Стресс-толерантная (S)	Конкурентно-стресс-толерантная (CS)	Конкурентно-рудеральная (CR)	Конкурентно-рудеральная (CR)	Рудерально-стресс-толерантная (RS)	
Размещение энергии	Размножение, поддержание жизнедеятельности, рост	Поддержание жизнедеятельности	Поддержание жизнедеятельности	Поддержание жизнедеятельности	Размножение, рост	Размножение, рост	Размножение, рост	
Преобладающие размеры особей	Все размерные группы или крупные	Мелкие и средние	Мелкие и средние	Крупные	Мелкие и средние	Крупные	Крупные	
Плотность особей	Высокая	Очень высокая	Низкая	Низкая	Высокая или очень высокая	Низкая	Низкая	
Характеристика поселения	Процветающее поселение	Агрессивные карликовые особи	Угнетенные карликовые особи	Долгожители	Молодые особи	Долгожители	Долгожители	
Пищевое поведение	Полупассивное	Активное	Активное	Пассивное (сиди и жди)	Пассивное (сиди и жди)	Пассивное (сиди и жди)	Пассивное (сиди и жди)	
Гонадная продукция	Высокая	Низкая	Низкая	Низкая	Высокая	Высокая	Очень высокая	

«+» — благоприятное воздействие фактора; «-» — неблагоприятное воздействие фактора

Однако внимательное рассмотрение функциональных характеристик показывает широкое различие в первичных стратегиях. Например, токсопнеустиды реализуют стратегию, по своим свойствам более близкую к рудеральной стратегии. Ближе к стресс-толерантной стратегии — цидариды и некоторые эхинометриды, ближе к конкурентной стратегии — эхиниды и стронгилоцентротиды. Среди них наиболее пригодными для аквакультуры могут считаться токсопнеустиды, так как они расходуют на продукцию энергии больше, чем на защитные функции и поддержание жизнедеятельности. Как следствие этого, они быстро растут и имеют высокий уровень гонадной продукции в раннем возрасте. По сравнению с токсопнеустидами, эхиниды и стронгилоцентротиды на продукцию тратят относительно меньше энергии, в результате чего они медленнее растут и имеют меньшие репродуктивные усилия.

Высокая степень лабильности стронгилоцентротид в реализации разных типов жизненных стратегий, по-видимому, не является исключительным случаем среди других видов морских ежей, и, очевидно, связана с их довольно широким географическим распределением. Однако последнее, скорее всего, является не причиной, а следствием их высокой адаптационной способности. Ограничения, накладываемые со стороны относительно низкой скорости роста, не позволяют стронгилоцентротидам в полной мере реализовать рудеральный тип стратегии, наиболее подходящий для аквакультуры. Однако при создании соответствующих благоприятных условий, а также при искусственно регулируемой плотности, виды, по-видимому, будут способны реализовать вторичный тип стратегии, следствия осуществления которой будут вполне удовлетворять нуждам аквакультуры.

Знание основных биологических особенностей морских ежей, которые эволюционировали для максимального соответствия видов специфическим местообитаниям, является существенным как для оценки перспективности их использования в аквакультуре, так и для установления самой аквакультуры морских ежей. Необходимым условием для вида, планируемого к использованию в процессе аквакультуры, является составление его энергетического баланса. Это представляется весьма сложной и трудоемкой задачей, поскольку для этого требуется анализ, как минимум, размерных характеристик, репродуктивного цикла, температурных условий и режима питания конкретного вида. Однако эта базисная информация, которая должна применяться в аквакультуре морских ежей, отсутствует для большинства видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бажин А.Г.* 1995. Видовой состав, условия существования и распределение морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 24 с.
- Бажин А.Г.* 2002. Особенности распределения морских ежей р. *Strongylocentrotus* у побережья Восточной Камчатки // Биол. моря. Т. 28. № 5. С. 339–347.
- Бажин А.Г.* 2005. Морские ежи *Strongylocentrotus* spp. Камчатки: распределение и влияние промысла // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Т. 1. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 370–385.
- Бажин А.Г., Степанов В.Г.* 2002. Морфологическая изменчивость некоторых видов морских ежей рода *Strongylocentrotus* в зависимости от факторов среды // Зоол. журн. Т. 81. № 12. С. 1487–1493.
- Пронн М.В.* 1977. Экология морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* Баренцева моря: метаболизм и регуляция численности // Биол. моря. № 1. С. 39–51.
- Agatsuma Y.* 1997. Ecological studies on the population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* // Sci. Rept. Hokkaido Fish. Exp. Stn. № 51. P. 1–66.
- Allain J.Y.* 1975. Mortalidad natural de *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea) en la Bahía de Cartagena, Colombia // Museo del Mar. Bol. № 27. P. 51–60.
- Allain J.Y.* 1987. Age et croissance de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) et de *Psammechinus miliaris* (Gmelin) des cotes Nord de Bretagne (Echinoidea) // Cah. Biol. Mar. № 19. P. 11–21.
- Ball E.G., Cooper O.* 1949. Echinochrome: its absorption spectra, pK₁ value, and concentration in the eggs, amoebocytes, and test of *Arbacia punctulata* // Biol. Bull. № 79. P. 353.
- Bernard F.R., Miller D.C.* 1973. Preliminary investigation on the red sea urchin resources of British Columbia [*Strongylocentrotus franciscanus* (Agassiz)] // Fish. Res. Bd. Canada. Tech. Rept. № 400, 37 p.
- Bertalanffy L.* 1952. Problems of life // John Wiley and Sons Inc., New York, 216 p.
- Bianconcini M.S., Mendes E.G., Valente D.* 1985. The respiratory metabolism of the lantern muscles of the sea urchin *Echinometra lucunter* L.—1. The respiratory intensity // Comp. Biochem. Physiol. № 80A. P. 1–4.
- Black R., Johnson M.S., Trendall J.T.* 1982. Relative size of Aristotle's lantern in *Echinometra*

- mathei* occurring at different densities // Mar. Biol. № 71. P. 101–106.
- Black R., Codd C., Herbert D., Vink S., Burt J. 1984. The functional significance of the relative size of Aristotle's lantern in the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. № 77. P. 81–97.
- Breen P.A., Adkins B.E. 1976. Growth rings and age in the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus* // Fish. Research Board of Canada, Manuscript Rept. Series, 1413 p.
- Bustos R., E.C. Godoy A., S. Olave M. R., Troncoso T. 1991. Desarrollo de técnicas de producción de semillas y repoblación de recursos bentónicos // Instituto de Fomento Pesquero, Santiago de Chile.
- Calow P. 1984. Exploring the adaptive landscapes of invertebrate life cycles // Adv. Invert. Reprod. № 3. P. 329–342.
- Calow P., Townsend C.R. 1981. Energetics, ecology, and evolution // Townsend, C. R. and Calow P. (eds) Physiological Ecology An Evolutionary Approach to Resource Use Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. P. 3–19.
- Cellario C., Fenaux L. 1990. *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in culture (larval and benthic phases): parameters of growth observed during two years following metamorphosis // Aquaculture. № 84. P. 173–188.
- Comely C.A., Ansell A.D. 1988. Population density and growth of *Echinus esculentus*. L. on the Scottish west coast // Est. Coastal Shellfish Sci. № 27. P. 311–334.
- Contreras S., Castilla J.C. 1987. Feeding behavior and morphological adaptations in two sympatric sea urchins species in central Chile // Mar. Ecol.—Prog. Ser. № 38. P. 217–224.
- Dafni J. 1992. Growth rate of the sea urchin *Tripneustes gratilla elatensis* // Isr. J. Zool. № 38. P. 25–33.
- Dafni J., Tobol R. 1986 / 1987. Population structure patterns of a common Red Sea echinoid (*Tripneustes gratilla elatensis*) // Isr. J. Zool. № 34. P. 191–204.
- Delmas P. 1992. Etude des populations de *Paracentrotus lividus* (Lam.) (Echinodermata: Echinoidea) soumises a une pollution complexe en Provence nord-occidentale: densites, structure, processus de detoxication (Zn, Cu, Pb, Cd, Fe) // Doc. Sci. Thesis, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 205 p.
- Dix T.G. 1970. Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinodea: Echinometridae) from different localities. 3. Reproduction // NZ J. Mar. Freshw. Res. № 4. P. 385–405.
- Dix T.G. 1972. Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidia: Echinometridae) from different localities. 4. Age, growth, and size // NZ J. Mar. Freshwater Res. № 6. P. 46–68.
- Drummond A.E. 1991. Reproduction of the sea urchin *Stomopneustes variolaris* (Lam.) on the east coast of South Africa // Invert. Reprod. Develop. № 20. P. 259–266.
- Drummond A.E. 1993. Studies on the biology of three species of sea urchin (Echinodermata: Echinoidea), on the South African east coast // Ph. D. thesis. University of Natal. Pietermaritzburg, 185 p.
- Ebert T.A. 1975. Growth and mortality of postlarval echinoids // Amer. Zool. № 15. P. 755–775.
- Ebert T.A. 1980. Relative growth of sea urchin jaws: an example of plastic resource allocation // Bull. Mar. Sci. № 30. P. 474–476.
- Ebert T.A. 1982. Longevity, life history, and relative body wall size in sea urchins // Ecol. Monogr. № 52. P. 353–394.
- Ebert T.A. 1998. An analysis of Allee effects in management of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* // R. Mooi and M. Telford (eds.). Echinoderms: San Francisco. Balkema, Rotterdam. P. 619–627.
- Ebert T.A., Russell M.P. 1993. Growth and mortality estimates for red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* from San Nicholas Island, California // Mar. Ecol. Prog. Ser. № 81. P. 31–41.
- Fisher R.A. 1958. The genetical theory of natural selection (2nd ed.) // Dover, New York, 291 p.
- Fletcher G.L., Pepper V.A., Kean J.C. 1974. A study of the biology of the Newfoundland sea urchin with emphasis on aspects important to the development of a fishery // Memorial University of Newfoundland. Mar. Sci. Res. Lab. Tech. Rept. № 11, 41 p.
- Frantzis A., Berthon J.-F., Maggiore F. 1988. Relations trophiques entre les oursins *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus* (Echinoidea Regularia) et le phytobenthos infralittoral superficiel dans la baie de Port Cros (Var, France) // Sci. Rept. Port-Cros Natl. Park, France. № 14. P. 81–140.
- Fuji A. 1960. Studies on the biology of the sea urchin. II. size at first maturity and sexuality of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius* // Bull. Fac. Fish., Hokkaido University. № 11. P. 43–48.

- Fuji A. 1967. Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) // Mem. Fac. Fish., Hokkaido University. № 15. P. 83–160.
- Gage J.D. Growth bands in the sea urchin *Echinus esculentus*: results from tetracycline-mark/recapture // J. Mar. Biol. Ass. U. K. № 72. P. 257–260.
- Gebauer P., Moreno C.A. 1995. Experimental validation of the growth rings of *Loxechinus albus* (Molina 1782) in southern Chile (Echinodermata: Echinoidea) // Fish. Res. 1992. № 21. P. 423–435.
- Gonor J.J. 1972. Gonad growth in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of the gonad index methods // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. № 10. P. 89–103.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Amer. Natur. № 11. P. 1169–1194.
- Harvey E.B. 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins // Princeton University Press, Princeton, NJ, 298 p.
- Harvey P.H., Greenwood P.J. 1978. Antipredator defense strategies: some evolutionary problems // Krebs J. R., Davies N.B. (eds.). Behavioral Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. P. 129–151.
- Hill S. 1998. The effect of food level and temperature on the energy budget of *Arbacia punctulata* (Arbaciidae) and *Lytechinus variegatus* (Toxopneustidae) // Fifth European Echinoderm Conference, Milano. P. 32.
- Himmelman J.H. 1986. Population biology of green sea urchins on rocky barrens // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 33. P. 295–306.
- Kawamura K. 1964. Ecological studies on sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, on the coast of Fundadomari in the north region of Rebun Island // Sci. Rept. Hokkaido Fish. Exp. Sta. № 2. P. 39–59.
- Kawamura K. 1966. On the age determining character and growth of a sea urchin // Sci. Rept. Hokkaido Fish. Exp. Sta. № 6. P. 56–61.
- Kawamura K. 1973. Fishery biological studies on a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) // Sci. Rept. Hokkaido Fish. Exp. Stn. № 16. P. 1–54.
- Kawamura K., Taki J. 1965. Ecological studies on the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, on the coast of Fundadomari, in the north region of Rebun Island. (III) // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. № 4. P. 22–40.
- Kenner M.C. 1992. Population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest: recruitment, mortality, growth, and diet // Mar. Biol. № 112. P. 107–118.
- Kenner M.C., M.T. Lares. 1991. Size at first reproduction of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest // Mar. Ecol. Prog. Ser. № 76. P. 303–306.
- Klinger T.S. 1982. Feeding rates of *Lytechinus variegatus* Lamarck (Echinodermata: Echinoidea) on differing physiognomies of an artificial food of uniform composition. // J. M. Lawrence (ed.). Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay. Balkema, Rotterdam. P. 29–32.
- Lawrence J.M. 1985. The energetic echinoderm // B. F. Keegan and B. D. S. O'Connor (eds.). *Echinodermata*. Balkema, Rotterdam. P. 47–67.
- Lawrence J.M. 1987. Echinodermata // T. J. Pandian and F. J. Vernberg. (eds.). Animal Energetics, vol. 2. Bivalvia through Reptilia. Academic Press, San Diego. P. 229–321.
- Lawrence J.M. 1990. The effect of stress and disturbance on echinoderms // Zool. Sci. № 7. P. 17–28.
- Lawrence, J.M. 2007. Edible sea urchins: use and life history strategies // In: J.M. Lawrence (ed.). Edible sea urchins: biology and ecology. Elsevier Science B.V., Amsterdam. P. 1–9.
- Lawrence J.M., Bazhin A.G. 1995. Strategies and life-history characteristics as criteria for evaluating the suitability of sea-urchin species for fisheries and aquaculture // Workshop on the Management and Biology of the Green Sea Urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*, 1994. Massachusetts Division of Marine Fisheries, Sandwich. P. 94–101.
- Lawrence J.M., Vasquez J., Robbins B.D., Vega A. 1996. Lack of plasticity of the body form, Aristotle's lantern, and spines of *Tetrapygus niger* (Echinodermata: Echinoidea) // Gayana Oceanol. № 4. P. 93–97.
- Lawrence J.M., Robbins B.R., Bazhin A.G. 1998. Phenotypic plasticity in *Strongylocentrotus droebachiensis* at Petropavlovsk-Kamchatsky // R. Mooi and M. Telford (eds.). Echinoderms: San-Francisco. Balkema, Rotterdam. P. 725–728.
- Lawrence J.M., Bazhin A. 1998. Life-history strategies and the potential of sea urchins for aquaculture // Journal of Shellfish Research. Vol. 17 (5). P. 1515–1522.
- Le Direac'h J.-P., Boudouresque C.-F., Antolic B., Kocatas A., Panayotidis P., Pdnucchi A., Semroud R., Span A., Zaouall J., Zavodnik D. 1987. C.-F.

- Boudouresque (ed.). Colloque International sur *Paracentrotus lividus* et les Oursins Comestibles // GIS Posidonie Publ., Marseilles. P. 329–334.
- Leighton P. 1995. Contributions toward the development of echinoculture in North Atlantic waters with particular reference to *Paracentrotus lividus* (Lamarck) // Ph. D. thesis, National University of Ireland, Galway, 222 p.
- Levitan D.R. 1991. Skeletal changes in test and jaws of sea urchin *Diadema antillarum* in response food limitation // Mar. Biol. № 111. P. 431–435.
- Lewis J.B. 1958. The biology of the tropical sea urchin *Tripneustes esculentus* Leske in Barbados, British West Indies // Can. J. Zool. № 36. P. 607–621.
- Lewis J.B. 1966. Growth and breeding in the tropical echinoid *Diadema antillarum* Philippi // Bull. Mar. Sci. Gulf Carib. № 16. P. 151–158.
- Maharavo J. 1993. Etude de l'oursin comestible *Tripneustes gratilla* (L. 1758) dans la region de Nosy-Be (cote nord-ouest de Madagascar): densite, morphometrie, nutrition, croissance, processus reproducteurs, impact de l'exploitation sur les populations // Thesis, Universite Aix-Marseille III. Marseille, 155 p.
- McClendon J.F. 1912. Echinochrome, a red substance in sea urchins // J. Biol. Chem. № 11. P. 435–441.
- McPherson B.F. 1965. Contributions to the biology of the sea urchin *Tripneustes ventricosus* // Bull. Mar. Sci. Gulf. Carib. № 15. P. 228–244.
- McShane P.E., Anderson O.F. 1997. Resource allocation and growth rates in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) // Mar. Biol. № 128. P. 657–663.
- McShane P.E., Gerring P.K., Anderson O.A., Stewart R.A. 1996. Population differences in the reproductive biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) // NZ J. Mar. Freshwater Res. № 30. P. 333–339.
- Meidel S.K., Scheibling R.E. 1998. Size and age structure of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in different habitats // R. Mooi, Telford M. (eds.). Echinoderms. San Francisco. Balkema, Rotterdam. P. 737–742.
- Miller R.J., Mann K.H. 1973. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. III. energy transformations by sea urchins // Mar. Biol. № 18. P. 99–114.
- Moore H.B., Jutare T., Bauer J.C., Jones J.A. 1963. The biology of *Lytechinus variegatus* // Bull. Mar. Sci. Gulf Carib. № 13. P. 23–53.
- Nichols D., Sime A.A.T., Bishop G.M. 1985. Growth in populations of the sea urchin *Echinus esculentus* L. (Echinodermata: Echinoidea) from the English Channel and Firth of Clyde // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. № 86. P. 219–228.
- Oliver G.D. 1987. Population dynamics of *Lytechinus variegatus* // M.S. thesis, University of Miami, Coral Gables, Florida, 104 p.
- Regis M.-B. 1978. Croissance de deux echinoïdes du Goife de Marseille (*Paracentrotus lividus* (Lmk) et (*Arbacia lixula* L.), aspects ecologique de la microstructure du squelette et de l'evolution des indices physiologiques // Thesis. Universite d'Aix-Marseille III, 221 p.
- Ricker W.E. (ed.). 1968. Methods for the assessment offish production in freshwaters // Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 313 p.
- Russell M.P., Ebert T.A., Petraitis P.S. 1998. Field estimates of growth and mortality for the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* // Ophelia. № 48. P. 137–153.
- San Martin G.A. 1995. Contribution a la gestion des stocks d'oursins: etude des populations et transplantations de *Paracentrotus lividus* a Marseille (Prance, Mediterranee) et production de *Loxechinus albus* a Chiloe (Chite, Pacifique) // Thesis, Universite de Aix-Marseille II, 166 p.
- Shokita S., Kakazu K., Tomori A., Toma T. (eds.). 1991. Yamaguchi M. (English editor). Aquaculture in tropical areas // Midori Shobo Co., Ltd., Tokyo, 360 p.
- Sivertsen K., Hopkins C. 1995. Demography of the echinoid *Strongylocentrotus droebachiensis* related to biotope in northern Norway // H. R. Skjoldal C., Hopkins K. E., Erikstad and H. P. Leinaas (eds.). Ecology of Fjords and Coastal Waters. Elsevier Science, Amsterdam. P. 549–571.
- Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories // Oxford University Press, Oxford, UK, 249 p.
- Taki J. 1986. Population dynamics of *Strongylocentrotus intermedius* in Akkeshi Bay // Sci. Rept. Hokkaido Fish. Exp. Sta. № 28. P. 33–43.
- Vasquez J.A., Buschmann A.H. 1997. Herbivorekelp interactions in Chilean subtidal communities: a review // Rev. Chilena Hist. Nat. № 70. P. 41–52.